Aus dem Zoologischen Institut München.

Über den Einfluss der Temperatur auf Wachstum und Differenzierung der Organe während der Entwicklung von Rana esculenta

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

hohen philosophischen Fakultät (II. Sektion)

der

Kgl. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

eingereicht am **30. Juni 1914**

von

Herbert Doms

Hierzu 1 Tafel und 14 Textfiguren

Aus dem Zoologischen Institut München.

Über den Einfluss der Temperatur auf Wachstum und Differenzierung der Organe während der Entwicklung von Rana esculenta

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

hohen philosophischen Fakultät (II. Sektion)

der

Kgl. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

eingereicht am **30. Juni 1914**

von

Herbert Doms

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Hierzu 1 Tafel und 14 Textfiguren

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie
Bd. 87, Abt. I (für vergleichende und experimentelle Histologie und Entwicklungsgeschichte)
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn
1915

Aus dem Zoologischen Institut München.

Über den Einfluss der Temperatur auf Wachstum und Differenzierung der Organe während der Entwicklung von Rana esculenta.

Von

Herbert Doms.

Hierzu Tafel VI und 14 Textfiguren.

Inhalt:

Seite

Einleitung. Problemstellung 60
Material und Methoden 61
Beschreibender Teil:
Die äusseren Kiemen 66
Die Urniere 68
Die Leber 78
Die Muskulatur 82
Versuch einer kausalen Verknüpfung einiger Befunde und allgemeine Besprechungen 86

Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung tierischer Eier ist schon viel und von den verschiedensten Gesichtspunkten aus gearbeitet worden. Doch wurde meines Wissens noch nie die Frage systematisch untersucht, ob durch Erhöhung der Temperatur über resp. Erniedrigung unter das Temperaturoptimum alle Organe im gleichen Grade in ihrer Entwicklung beeinflusst werden.

Chambers allerdings, der die Einwirkung der Temperatur auf das Wachstum von Kaulquappen untersuchte, hat die Vermutung ausgesprochen, dass durch Wärme oder Kälte wohl zeitliche Verschiebungen in der Entwicklung einzelner Organe induziert werden könnten. Aber über einzelne kleine Beobachtungen ist er nicht hinausgekommen.

Ich habe nun das Problem an Rana esculenta untersucht. Es handelt sich hauptsächlich um die Beantwortung folgender drei Fragen:

1. Finden zeitliche Verschiebungen in der Entwicklung einzelner Organe statt, d. h. werden durch Wärme oder Kälte einzelne Organe in ihrem Entwicklungstempo besonders, stärker als die übrigen, beeinflusst?
2. Wird die Massenzunahme einzelner Organe durch die Temperatur beeinflusst?
3. Übt die Temperatur auf die histologische Ausbildung der Organe einen Einfluss aus?

Bis jetzt ist es mir nicht möglich gewesen, sämtliche Organe des Wasserfrosches auf diese Fragen hin zu untersuchen, sondern ich kann hier nur an einigen Organen gemachte Beobachtungen mitteilen. Die Frage nach der zeitlichen Verschiebung der ersten Organanlagen konnte ich leider nur für die äusseren Kiemen entscheiden. Der Grund dafür liegt in der ausserordentlichen Variabilität meines Materials. Wenn ich beim Vergleich von Schnittserien durch Kälte- und Wärmetiere einen Temperatureinfluss auf ein Organ festgestellt zu haben glaubte, bestätigte mir nur zu oft die Durchsicht von Schnittserien weiterer Tiere meine Vermutung keineswegs, ja nicht selten fand ich sogar bei anderen Kaulquappen gerade umgekehrte Verhältnisse.

Eine Entscheidung vieler Fragen muss also späteren Untersuchungen an einem weniger stark variierenden Material überlassen bleiben. Nach meinen oben mitgeteilten Erfahrungen erscheint mir Rana esculenta für diese Zwecke wenig geeignet.

Material und Methoden.

Die Kaulquappen, an denen ich meine Untersuchungen machte, stammten durchweg von Eltern ab, die in der Gegend von Lochhausen im Dachauer Moos unweit von München gefangen waren. Für diese Arbeit kommen zwei Gelege in Betracht, mit denen ich im Sommer 1913 experimentierte. Soweit nicht im Text besondere Mitteilung gemacht wird, benutzte ich zur Untersuchung der im folgenden zu beschreibenden Organveränderungen das Material des ersten Geleges. Die Kulturen von diesem Gelege I wurden am 17. Mai 1913 angesetzt. Es wurde künstliche Befruchtung angewandt, nachdem das zur Verwendung gelangende Weibchen eine Portion Eier abgelaicht hatte. Die natürlich abgelaichten Eier wurden auf alle künstlich befruchteten Kulturen verteilt.

Ich nenne die bei 33° C. gezüchtete Kultur dieses Geleges Wärmekultur oder Kultur A, die bei 23° gezüchtete Normalkultur oder Kultur B. die bei 15° gezüchtete Kältekultur oder Kultur C.

Um 12 Uhr 10 Min. wurden Männchen und Weibchen getötet und künstliche Befruchtung vorgenommen, die um 1 Uhr 10 Min. beendet war. Ein Teil der Eier wurde gleich in 23° gebracht, der andere Teil bei Zimmertemperatur so lange stehen gelassen, bis alle Eier mit dem schwarzen Pol nach oben gewendet waren, und dann in 15° gebracht. Um 3 Uhr 25 Min. wurde die Hälfte der Eier aus 23° in 26° gebracht. Die Eier befanden sich bereits auf dem Zweizellenstadium, teilweise auch schon auf dem Vierzellenstadium.

Durch langsames Versenken der Kulturschale in eine Wanne mit warmem Wasser wurde dann allmählich die Temperatur weiter gesteigert. Um 5 Uhr 45 Min. befand sich die Kultur A auf 31°. Die schwarze Hemisphäre der Eier war inzwischen ganz kleinzellig geworden. Die Kultur C befand sich inzwischen noch auf dem Zwei- oder Vierzellen-Stadium.

Um 6 Uhr 25 Min. wurde Kultur A in die endgültige Temperatur, 33°, gebracht.

Um 7 Uhr 5 Min. waren die Eier der Kultur A wohl durchgehends Morulae geworden.

Kultur B war sehr vielzellig, doch noch jede Zelle mit blossem Auge wahrzunehmen.

Kultur C befand sich noch auf dem Vierer-Stadium, vereinzelt traf man noch zweigeteilte Eier an, und in dem einen natürlich abgelaichten Eiballen befanden sich viele Achtzellen-Stadien.

Die Kulturen wurden bis kurz nach dem Ausschlüpfen aus den Eihüllen in Photographierschalen gehalten, dann kurze Zeit in Glasaquarien und nachher in Körbchen, die mit weissem Stoff ausgenäht waren und in Wannen mit ständigem Zu- und Abfluss standen. Gefüttert wurden die Kaulquappen erst mit Salat, später ausserdem mit gebrühtem Muschelfleisch.

Es ist nach allen bisherigen Erfahrungen selbstverständlich, dass gerade in den ersten Entwicklungsstadien in Wärme und Kälte ein erheblicher Teil der Eier abstarb und nur die kräftigeren übrig blieben. Für diese Arbeit, die sich erst mit späteren Entwicklungsstadien befasst, scheint mir nur die Feststellung wichtig, dass auf späteren Entwicklungsstadien, etwa vom Überwachsen der äusseren Kiemen an, so gut wie gar keine Sterblichkeit mehr auftrat. Eine Ausnahme hiervon bildete nur die Kultur A, worüber später berichtet werden soll.

Der Höhepunkt der Ausbildung der äusseren Kiemen wurde erreicht von Kultur A am 20. Mai,
Kultur B am 23. Mai,
Kultur C am 4. Juni.

Die erste Metamorphose (Durchbruch der vorderen Extremität) erfolgte in Kultur A am 24. Juni, in Kultur B am 30. Juni. In Kultur A erhielt ich die letzte Metamorphose am 15. Juli, in B am 13. Juli. In Kultur A waren am 15. Juli noch acht Larven übrig, die augenscheinlich recht schwach waren und nacheinander abstarben. Die letzten drei lebenden fixierte ich am 30. Juli. Höchst wahrscheinlich hätten auch diese nicht mehr metamorphosiert, sondern wären über kurz oder lang abgestorben.

Die Kultur C wurde am 27. September abgebrochen, ohne die Metamorphose erreicht zu haben. Die Tiere hatten grosse hintere Extremitäten mit wohl differenziertem Fuss, an dem Zehen und Schwimmhaut deutlich zu erkennen waren. Das Entwicklungstempo dieser Kultur, das gegenüber der Normalkultur auf dem Höhepunkt der Entwicklung der äusseren Kiemen schon um mehr als das Doppelte verlangsamt war, hatte sich bis zu diesem Zeitpunkte noch stärker verzögert.

Die Kulturen eines weiteren als Nr. II bezeichneten Geleges aus dem Sommer 1913, deren Material nur gelegentlich zum Vergleich herangezogen werden soll, wurden nach natürlicher Befruchtung am 31. Mai 1913 angesetzt. Sie wurden ebenso behandelt wie die des ersten Geleges. Ich bezeichne entsprechend den Kulturen des ersten Geleges diese Kulturen als A^1 (33°), B^1 (23°) und C^1 (15°).

Zu erwähnen ist der Unterschied in der Eigrösse der beiden Kulturen. Die Eier des Geleges II waren auffallend klein. Sie maßen bei Leitz Oc. 1 Obj. III ohne Frontlinse 39 Teile des Okularmikrometers, die des ersten Geleges dagegen 51 Teilstriche im Durchschnitt. Gemessen wurden übrigens nicht die frisch befruchteten Eier, sondern in beiden Gelegen Embryonen bei Schluss des Urmundes.

Kultur B^1 starb noch vor dem Höhepunkt der Ausbildung der äusseren Kiemen aus unaufgeklärten Gründen ganz ab. In der Kultur A^1, die 4 Tage nach der Kultur A angesetzt worden war, erhielt ich die erste Metamorphose gleichzeitig mit der Kultur A. Die Entwicklung verlief also etwas schneller. Dafür zeigte sich aber bei einer grossen Anzahl alter Larven und metamorphosierender Tiere der Kultur A^1 starke Wassersucht, die schliesslich zum Tode der befallenen Tiere führte. Auf die Metamorphose selbst schien die Krankheit aber ohne Einfluss

zu sein. An den erkrankten Tieren schwollen sämtliche Lymphsäcke, besonders diejenigen der Beine und der am Unterkiefer, prall an, wie dies Textfig. 1 zeigt.

Der Unterschied zu dem Verhalten der Kultur A, in der nicht ein einziger Fall von Wassersucht vorkam, muss hervorgehoben werden. Derselbe ist um so auffallender, als beide Kulturen in derselben Wanne, d. h. bei der völlig gleichen Temperatur gehalten wurden und auch das Wasser in den Körbchen beider Kulturen bereits seit langem kommunizierte. Dieser Fall zeigt, wie verschieden sich die Tiere der gleichen Art gegenüber äusseren Einflüssen verhalten können, und wie wichtig für diese Reaktionen die von den Eltern übertragenen Eigenschaften sind.

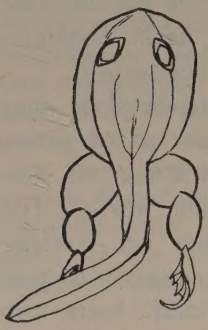


Fig. 1.

Übrigens passt diese Beobachtung auch zu der Erfahrung von Chambers, dass kleinere Eier eine geringere Widerstandskraft gegen höhere Temperaturen haben, als grössere.

Über die Wirkung der Temperatur möchte ich noch folgende bei meinen Kulturen gemachte Beobachtungen mitteilen.

Die älteren Larven der Kältekulturen waren stets sehr schön und regelmässig gebaut, dagegen konnte ich in der Wärme mehrfach eine bereits im Jahre 1912 gemachte Beobachtung bestätigen, dass nämlich die älteren, nicht mehr weit von der Metamorphose entfernten Larven seitliche Verkrümmungen des Schwanzes zeigten.

Die Pigmentierung ist bei den Wärmetieren erheblich schwächer als bei den Normaltieren, wenn sie sich auch in den einzelnen Phasen der Entwicklung ziemlich stark ändert. Dagegen sind die Kaulquappen in der Kälte stets sehr dunkel, ja mitunter vollständig schwarz. Dies zeigt sich schon bei Larven, welche noch mit Dotter vollgepfropft sind und die Eihülle noch nicht verlassen haben. Die Kältelarven sind daher bei Totalbetrachtung in Öl stets nur wenig durchsichtig.

Chambers hat in seiner schon zitierten Arbeit die Tatsache festgestellt, dass sich das Grössenverhältnis bei Wärme- und Kältekaulquappen zugunsten der letzteren verschiebt. Ich

fand diesen Satz bei meinen Kulturen vollauf bestätigt, wenigstens was ältere Stadien mit bereits in ihre einzelnen Abschnitte gesonderter hinterer Extremität betrifft. Auf jüngeren Stadien, wo ja der Unterschied der Eigrösse sich noch stärker geltend macht, sind die Ergebnisse bei meinen Vergleichen, die diesen Punkt ja nur nebenbei berücksichtigen, nicht so einwandfrei gewesen, und noch auf den ersten Stadien der Entwicklung der hinteren Extremität fand ich Wärme- und Kältetiere, die auf gleichem Entwicklungsstadium auch in der Grösse gleich waren. Von da ab jedoch war zwischen der Wärme- und Kältekultur stets ein ausgesprochener Unterschied vorhanden, der so weit gehen konnte, dass Kältetiere die entsprechend weit differenzierten Wärmetiere um ein Drittel der Länge der letzteren übertrafen. Das Verhältnis von Rumpf- und Schwanzlänge scheint sich dabei nicht verändert zu haben. Ich glaube, dass auf Stadien vorgerückter Entwicklung der hinteren Extremität die grösste Wärmelarve noch kaum die Länge der kleinsten Kältelarve erreichen wird.

Die Tiere der Normalkultur näherten sich in ihrer Grösse bald mehr denen der Wärme, bald denen der Kälte, und der Satz darf also ausgesprochen werden, dass die Grösse der Kaulquappen durch Wärme beeinträchtigt, durch Kälte dagegen gesteigert wird.

Als Konservierungsflüssigkeiten wurden Bouins Gemisch (1/4 Formol, 3/4 konzentrierte Pikrinsäure, dazu vor dem Gebrauch 5% Eisessig) und warme Zenkersche Flüssigkeit verwendet. In dem ersteren Gemisch können die Larven je nach der Grösse und ohne beträchtliche Unterschiede 1/2 bis 6 Stunden bleiben, in Zenkers Gemisch 1 Tag. Für junges, dotterreiches Material gebe ich dem ersteren, für ältere Stadien dem zweiten Gemisch den Vorzug.

Das junge dotterreiche Material wurde möglichst bald in Zedernholzöl oder Terpineol überführt, um ein Hartwerden des Dotters zu vermeiden. Das Material blieb dann bis zur Verarbeitung in diesem Medium liegen. Bei vorsichtigem Überführen schrumpfen die Embryonen bei dieser Methode gar nicht, und man hat den Vorteil, sehr schön aufgehelltes Material zur Verfügung zu haben, wenn man die Tiere vor dem Einbetten zeichnen will. Aus dem Öl brachte ich die Embryonen in ein Gemisch von Öl und weichem Paraffin, dann in weiches Paraffin allein (Schmelzpunkt 30°) für mehrere Stunden, dann in ein Gemisch von weichem und hartem Paraffin und schliesslich in reines hartes Paraffin von ca. 58° nur für etwa 20 Minuten. Larven, die schon etwas festere Gewebe (Muskulatur, Knorpel) besitzen, bringt man besser auf die allgemein bekannte Weise über Chloroform ins Paraffin.

Die Schnittdicke betrug bei jüngeren Embryonen 8—12, bei alten Larven 15—20 μ, für histologische Details wurden natürlich zweckentsprechend dünnere Schnitte angefertigt.

Als Färbemittel wurden hauptsächlich Delafields und Ehrlichs Hämatoxylin und Nachfärbung mit Eosin angewendet, vereinzelt und mit weniger gutem Erfolge Blochmanns Färbung (Borax-Karmin, Wasserblau und Pikrinsäure). Mit Eosin bekam ich bei jüngeren Embryonen ganz scharfe Färbung nur wirklich eosinophiler Substanzen, wenn ich die Schnitte über Nacht im Eosin liess und am nächsten Tage mehrere Stunden mit Alkohol von 70% differenzierte. Vereinzelt wurden auch Schnitte mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und van Giesons Gemisch gefärbt.

Beschreibender Teil.

Die äusseren Kiemen.

Gehen wir nun zur Betrachtung des Einflusses der Temperatur auf die Entwicklung bestimmter Organe über und betrachten wir zunächst ein Organ, an dem die Veränderungen bereits ohne Zuhilfenahme des Mikrotoms festzustellen sind, die äusseren Kiemen. Es ist bei diesem Organ sehr auffallend, wie durch die Kälte die Ausbildung zeitlich und quantitativ zurückgehalten wird, während die Wärme noch eine beträchtliche Steigerung der Grösse und Verästelung gegenüber der Normalkultur bewirkt.

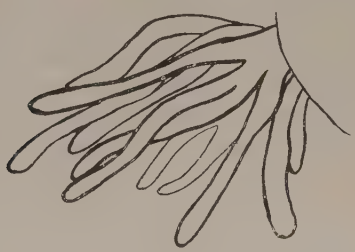


Fig. 2.

Fig. 3.

Betrachten wir die Kiemen zweier Larven, bei denen sich die erste Anlage der Hautfalte zeigt, welche bestimmt ist, die Kiemen zu überwachsen, bei denen also die äusseren Kiemen ihre stärkste Ausbildung erreicht haben. Textfig. 2 stellt die Kiemen eines Wärmetieres, Textfig. 3 die einer Kältelarve dar. Beide sind mit dem Zeichenapparat bei gleicher Vergrösserung gezeichnet. Textfig. 2 zeigt äusserst zahlreiche, sehr lange, wohl entwickelte Kiemenfäden, Textfig. 3 dagegen Kiemenstummel, die

kurz, wenig zerschlitzt und stellenweise verbogen sind, und jedenfalls eine viel geringere respiratorische Oberfläche besitzen, als die der Textfig. 2. Die beiden hier besprochenen Figuren zeigen freilich Extreme, wie sie nicht an allen Tieren vorkommen. Aber auch die Textfig. 4, 5 und 6, bei denen gerade die Kiemen des Normal- (Fig. 5) und Wärmetieres (Fig. 6) nicht sonderlich gleichmässig und schön, die des Kältetieres (Fig. 4) dagegen auffallend gut ausgebildet sind, lassen den Unterschied in der Ausbildung deutlich erkennen.

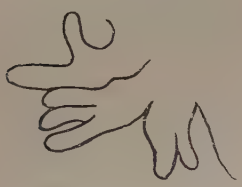


Fig. 4.

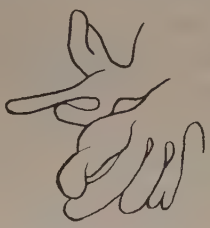


Fig. 5.

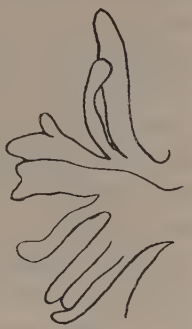


Fig. 6.

Der Einfluss der Temperatur zeigt sich übrigens an den Kiemen nicht erst, wenn sie ihre volle Ausbildung erhalten haben, sondern schon während ihrer Ausbildung, von dem frühesten Stadium der ungeteilten Knospe an. Die Textfig. 7, 8 und 9 erläutern die hier vorliegenden Verhältnisse. Sie sind von Larven genommen, deren innere Organisation auf annähernd gleicher Höhe stand: Linse mit ganz kleiner zentraler Höhlung, Herz ein mehrfach gekrümmter, Blut führender Schlauch, deutliche Vorniere mit hohlen Kanälchen. Das Wärmetier war ganz erheblich kleiner als die beiden anderen. Wir sehen nun bei der Kältelarve (Textfig. 7) die Kiemenanlage erst höckerförmig, ohne jede Verästelung, bei dem Normaltier (Textfig. 8) eine auffallend schöne, gleichmässige Anlage, die sich gerade in ein-

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

zelne (bei der vorderen Kieme sind es vier) Äste zu teilen beginnt, während bei der Wärmelarve (Textfig. 9) die Äste nicht nur bereits zahlreicher, sondern auch schon länger sind.

Ausser der quantitativen Beeinflussung der Kiemen findet also auch eine zeitliche Verschiebung durch die Temperatur statt, in dem Sinne, dass die Verästelung und das Längenwachstum der ersten höckerförmigen Kiemenanlage in der Kälte erst später beginnt als in der Wärme.

Gleich an dieser Stelle möchte ich übrigens bemerken, dass es in extremer Kälte (10—11°) nie zur Ausbildung von normal verästelten Kiemen kommt, sondern es werden höchstens ein oder zwei kurze, verbogene, hakenförmige Stummel, die nie gross werden, gebildet. Oft fehlt aber überhaupt jede Spur einer Kieme.

Während der weiteren Entwicklung werden die äusseren Kiemen von Hautfalten überwachsen, und zwar die rechte in der Normaltemperatur stets früher als die linke. Diese Ungleichheit in der Entwicklung der beiden Seiten gelangt in der Kälte viel schwächer oder gar nicht zum Ausdruck. Bei 15° werden beide Kiemen stets fast gleichzeitig von den Hautfalten überwachsen. was übrigens schon Chambers beobachtete. Auch glaube ich, dass durchgängig die Überwachsung der äusseren Kiemen in der Kälte auf einem früheren Differenzierungsstadium der ganzen Larve beginnt, als in der Wärme. Ich habe dies jedenfalls mehrfach beobachtet.

In histologischer Hinsicht konnte ich keinen Unterschied zwischen den Kiemen der Kälte- und der Wärmetiere feststellen.

Eine Untersuchung der inneren Kiemen konnte ich bis jetzt noch nicht vornehmen, sie soll so bald wie möglich folgen.

Die Urniere.

Ein weiteres Organ, das starke Abhängigkeit von der Temperatur im ganzen und in seinen einzelnen Gewebebestandteilen erkennen lässt, ist die Urniere. Die drei halb schematischen. bei gleich starker Vergrösserung gezeichneten Figuren 4, 5, 6 der Taf. VI veranschaulichen einen Teil der hier vorliegenden Erscheinungen. Fig. 4 ist der Querschnitt durch eine Kälteniere, Fig. 5 ein solcher durch eine Normal- und Fig. 6 durch eine Wärmeniere. Alle Figuren stellen Schnitte durch das hintere

Drittel der Niere dar und sind angefertigt nach Schnittserien durch ältere Larven auf annähernd gleichem Entwicklungsstadium, das nach der Entwicklungshöhe der hinteren Extremität bestimmt wurde. Das Normaltier hatte eine Gesamtlänge von 40 mm und besass eine hintere Extremität, welche bereits die Zehenanlagen erkennen liess, die durch dünnere Gewebspartien, die Anlagen der Schwimmhäute, miteinander verbunden waren. Auf den ersten Blick fällt schon der starke Grössenunterschied auf. Die Kälteniere nimmt auf dem Querschnitt eine etwa dreimal so grosse Fläche ein, wie die Normalniere. Weniger auffallend ist gerade an den abgebildeten Querschnitten, dass auch der Querschnitt durch die Wärmeniere grösser ist, als der durch die Normalniere. Ich habe nun an einer grösseren Anzahl von Schnittserien die Grössenverhältnisse mit dem Zeichenapparat kontrolliert und habe das eben geschilderte Verhältnis weitgehend bestätigt gefunden, dass nämlich die Nieren der Kältetiere einen weit grösseren Durchmesser besitzen als diejenigen der Normaltiere. Der Nierenquerschnitt von Wärmetieren ist gleichfalls stets grösser als der von Normaltieren, jedoch erreicht er nur ausnahmsweise die gleiche Grösse wie bei Kältetieren.

Woran liegt diese Verschiedenheit? Zur Beantwortung dieser Frage müssen wir die einzelnen Bestandteile, welche die Niere aufbauen, näher betrachten.

Der exkretorische Teil der Urniere besteht aus den Urnierenkanälchen, weit aufgeknäuelten, mit einem einschichtigen Epithel ausgekleideten Röhren. Diese Kanälchen werden umsponnen von mehr oder weniger reichlich entwickelten Blutgefässen. Ausserdem findet sich in den Lücken noch sehr spärliches Bindegewebe, das auf dem Querschnitt bei schwacher Vergrösserung kaum hervortritt, und endlich ein Gewebe, das ich als lymphoides Gewebe bezeichnen will.

Betrachten wir nun auf den Querschnitten die Ausbildung der eben genannten Gewebselemente. Das Bindegewebe habe ich, da es nur ganz gering entwickelt ist und nirgends stärker hervortritt, nicht eigens angegeben. Das Blutgefäss-System wurde rot, das lymphoide Gewebe grau wiedergegeben.

Die Betrachtung der drei Abbildungen lehrt nun, dass in der Kälte Nierengewebe und Blutgefässe weit schwächer, das lymphoide Gewebe dagegen erheblich stärker entwickelt ist, als

in der Wärme und Normaltemperatur, und dass in der Wärme das Urnierengewebe auch noch im Vergleich zur Normaltemperatur überwiegt, dagegen sich viel weniger Nester von lymphoidem Gewebe dort finden.

Die grössere oder geringere Zahl von Anschnitten der Urnierenkanälchen auf dem Querschnitt kann nun bedingt sein entweder durch eine grössere resp. geringere Anzahl der Urnierenkanälchen, oder durch ihre verschieden starke Aufknäuelung, vielleicht auch durch beide Faktoren zusammen.

Durch Zählung der Bowmanschen Kapseln auf eine bestimmte Strecke liess sich die erstgenannte Möglichkeit leicht prüfen, und ich fand, wiederum unter Benutzung der Schnittserien einer grösseren Anzahl von Tieren, dass trotz einer natürlich auch hier zutage tretenden Variabilität zweifellos die Zahl der Nierenkanälchen in der Kälte eine geringere ist als in Normaltemperatur und Wärme. Die folgenden Zahlenbeispiele sollen davon eine Vorstellung geben. Bei ihnen bezeichnet der Zähler 15 die Zahl der ersten 15 Bowmanschen Kapseln vom hinteren Nierenende an, der Nenner die Zahl der 20 μ dicken Schnitte, auf welche sich diese 15 Bowmanschen Kapseln verteilten. Zur Zählung wurde stets die stärkere rechte Niere benutzt. Die verwendeten Tiere standen auf verschiedenen Entwicklungsstadien der hinteren Extremität, die aber ihrer Anordnung in der Zahlentabelle entsprechend ganz gut miteinander verglichen werden können. Die jüngeren Stadien wurden zuerst, die älteren zuletzt genannt. Die mit gleichen Buchstaben versehenen Zahlenangaben sind immer von Tieren auf annähernd gleicher Entwicklungshöhe genommen.

Die Zahlen, welche als Beispiel der an einer grossen Anzahl von Tieren festgestellten Unterschiede dienen mögen, sind nun:

in der Kultur C: a) 15/38 b) 15/33 c) 15/39 d) 15/28
„ „ „ B: a) 15/33 b) 15/19 c) 15/18
„ „ „ A: a) 15/20 b) 15/18 c) 15/15 d) 15/16.

Die Unterschiede in den Nennern sind zumal zwischen der Wärme- und Kältekultur so bedeutend, dass von ihrer Beweiskraft auch Unterschiede in der Gesamtgrösse der Tiere und der Nieren nichts zu nehmen vermögen. Die Nieren der Kältetiere verhielten sich in ihrer Länge zu denen der Wärmetiere durchschnittlich wie 4 : 3. Überdies muss berücksichtigt werden.

dass die auffallenden Zahlenunterschiede bestehen bleiben, auch wenn man Wärmetiere von einer bestimmten Entwicklungshöhe mit schon bedeutend weiter entwickelten Kältetieren vergleicht. So besass z. B. das Tier c aus der Kultur C bereits eine deutlich gegliederte hintere Extremität mit gut abgehobenen Fingeranlagen, das Tier b der Kultur A dagegen erst eine ganz ungegliederte Extremitätenknospe, und trotzdem hat das Kältetier viel weniger Nierenkanäle. Es kann sich also wohl kaum um eine rein zeitliche Verschiebung der Entwicklung der Nierenkanälchen durch die Temperatur handeln.

Die Kultur B nähert sich in dem Verhalten der Niere bald mehr der Kultur A, bald mehr der Kultur C, steht also zwischen beiden. Im grossen und ganzen steht sie aber der Wärmekultur bedeutend näher. Ein wirklich durchgreifender Unterschied zwischen den beiden wärmeren Kulturen ist in diesem Punkte überhaupt nicht vorhanden.

Auch der Grad der Aufknäuelung der einzelnen Urnierenkanälchen ist wahrscheinlich von der Temperatur abhängig. Das folgere ich daraus, dass bei Wärmetieren stets viel mehr Kanälchen angeschnitten sind als bei Normaltieren, die Zahl der Urnierenkanälchen aber in der Wärme nur unbedeutend grösser ist. Diese beiden Tatsachen lassen sich nur durch die Annahme vereinen, dass der Grad der Aufknäuelung in der Wärme beträchtlich höher ist.

Auf zwei ganz verschiedenen Wegen ist hier also ein morphologischer Ausdruck für die verschiedene Intensität des Stoffwechsels in den drei Kulturen erreicht worden. Denn es ist wahrscheinlich, dass die Niere in der Wärme erheblich lebhafter funktioniert als in der Kälte. Dementsprechend ist die exkretorische Oberfläche in der Wärme vergrössert, und zwar hauptsächlich durch stärkere Aufknäuelung der Nierenkanälchen, in der Kälte dagegen ist die Oberfläche verkleinert, woran die geringere Anzahl der Kanälchen hauptsächlich schuld ist.

In histologischer Hinsicht ist bemerkenswert, dass in der Kälte auch bei den ältesten Larven sich kein Unterschied in der Ausbildung des Epithels zwischen den einzelnen Abschnitten der Urnierenkanälchen einstellt, wobei ich allerdings die Flimmerung nicht berücksichtigen konnte. In der Normaltemperatur und der Wärme findet man auf dem Querschnitte schon recht früh einen

grossen Teil der ventral gelegenen Abschnitte der Nierenkanälchen von einem viel flacheren Epithel ausgekleidet, als in den dorsalen Abschnitten. Das Epithel der ventralen Abschnitte ist oft nur ein ganz dünnes Häutchen. In der Kälte unterbleibt nun die Ausbildung dieses histologischen Unterschiedes, die Urnierenkanälchen sind überall von einem gegenüber demjenigen der Wärmetiere auffallend dicken Epithel ausgekleidet, das zwar nicht in allen Abschnitten ganz gleichmässige Höhe besitzt, jedoch nirgends die für bestimmte ventrale Abschnitte der Kanälchen in der Normaltemperatur charakteristische Verflachung und Ausziehung der Zellen in die Länge aufweist. Eine Ausnahme hiervon macht nur der erste Abschnitt an der Bowmanschen Kapsel, welcher stets die normale Differenzierung in ein ganz flaches Epithel erkennen lässt.

Die Abbildungen zeigten uns schon, dass sich die Ansammlungen des lymphoiden Gewebes gleichfalls als von der Temperatur abhängig erweisen, jedoch in gerade entgegengesetztem Sinne als die Nierenkanälchen. Die Anzahl der Zellen dieses Gewebes ist zumal bei älteren Larven in der Kälte eine erheblich grössere als in der Normaltemperatur, und hier wiederum bedeutender als in der Wärme. Das lymphoide Gewebe füllt die Zwischenräume zwischen Urnierenkanälchen und Blutgefässen aus und liegt in den Interstitien des spärlichen Bindegewebes. Seine starke Ausbildung in der Kälte bewirkt, dass der Querschnitt der Kältenieren stets grösser ist, als derjenige der Wärmenieren, trotz der bei letzteren grösseren Anzahl von Nierenkanälchen und Gefässkapillaren.

Was stellt dieses lymphoide Gewebe dar?

A. Hahn hat (vergl. seine Arbeit: „Einige Beobachtungen an Riesenlarven von Rana esculenta“) in der Niere eines seiner Riesentiere offenbar dasselbe Gewebe gesehen und als gewuchertes Nierenblastem gedeutet. Um diese Deutung auf ihre Richtigkeit zu prüfen, müssen wir die Zellen des lymphoiden Gewebes nach ihrer Form und Lage einer genaueren Betrachtung unterziehen. Wir beginnen am besten mit der Betrachtung von unzweifelhaftem Urnierenblastem.

Das Urnierenblastem, aus dem im Verlaufe der Entwicklung sich die sekundären und tertiären Nierenkanälchen differenzieren, liegt zwischen den fertig ausgebildeten Nierenkanälchen. Seine

stärkste Ausbildung hat es meist auf der medialen Seite und auf der medio-dorsalen Kante der Niere. Hier kann man auch häufig die Bildung neuer Urnierenkanälchen beobachten. Man wird bei der Betrachtung der Zellform zweckmässig von der ersten Anlage sekundärer Kanälchen ausgehen, von einem Stadium, wo sich die Blastemzellen gerade epithelial anzuordnen beginnen, da hier alle Sicherheit geboten ist, nicht irrtümlich ein anderes Gewebe zu beschreiben. Die Zellen dieses Stadiums[1]) (Fig. 7, Taf. VI) zeichnen sich durch verhältnismässig grosse Kerne und ein faseriges Protoplasma aus, das, nach seinem Farbton zu schliessen, mehr Hämatoxylin als Eosin bei der genannten Doppelfärbung aufgenommen hat. Zellgrenzen sind kaum nachzuweisen. Die Kerne sind meist rund, doch kommen auch längliche vor. Sie zeigen das Chromatin in feinen Brocken auf dem Liningerüst verteilt und besitzen einen Nukleolus, der sich mit Eosin schwach rot färbt. Gruppen solcher Zellen, welche in isolierter Lage meist durch unregelmässige Konturen ausgezeichnet sind, findet man auf dem Querschnitt überall verteilt zwischen den Nierenkanälchen, doch gilt besonders für Kältetiere die Regel, dass diese Zellen gegen den ventralen und äusseren Rand der Niere zu immer seltener werden, während sie medial und dorsal im lymphoiden Gewebe überwiegen dürften. In den ventro-lateralen Partien findet man dafür überwiegend Zellen, die ich als Leukozyten[2]) deute. A. Hahn hat letztere, ohne sie als Leukozyten zu bezeichnen, in drei Haupttypen zusammengefasst:

1. kleinkernige Formen mit grossem Plasmaleib,
2. grosskernige Formen mit kleinem Plasmaleib,
3. Zellen mit unregelmässigem Kern und eosinophilen Körnchen im Plasmaleib.

Gegen diese Gruppierung liesse sich nur das eine einwenden, dass die Unterscheidung zumal der beiden ersten Zellarten nicht scharf ist, da sich zahlreiche Übergangsformen fest-

[1]) Ich gebe die folgende Beschreibung der Zellformen nach einem einzigen sehr scharf und gleichmässig mit Delafields Hämatoxylin und Eosin gefärbten Präparat.

[2]) Mit dem Worte „Leukozyten" bezeichne ich hier alle Formen von weissen Blutkörperchen, da eine weitere Unterscheidung hier nicht in Betracht kommt.

stellen lassen. Auch Hahn muss diese Übergangsformen (nach seiner Abbildung) gesehen haben. Es kommt aber hier hauptsächlich darauf an, die Extreme der Zellformen zu charakterisieren, auf die Übergangsformen wird später eingegangen werden. Charakteristisch für alle drei Zellformen ist die wechselnde, oft „polymorphe" Form des Kerns. Gelegentlich finden sich auch zwei Kerne in einer Zelle.

Die kleinkernigen Formen mit grossem Plasmaleib (Fig. 11—13, Taf. VI) besitzen nur sehr selten einen regelmässig geformten Kern. Meist ist derselbe nierenförmig oder lappig ausgezogen, kurz: polymorph und färbt sich erheblich dunkler mit Hämatoxylin als die Kerne des Blastems.

Ein oxychromatischer Nukleolus ist kaum mehr sicher nachzuweisen. Das Plasma der Zelle ist nahezu homogen und nimmt bei der von mir angewandten Färbung einen rötlich-bläulichen Ton an. Wo diese Zellen frei liegen, haben sie stets eine nahezu kreisförmige Gestalt.

Die grosskernigen Formen mit kleinem Plasmaleib (Fig. 15 und 16, Taf. VI) besitzen einen viel grösseren Kern als die eben beschriebenen kleinkernigen Formen, der ungefähr dieselbe Grösse wie der Kern von Nierenzellen oder Blastemzellen hat. Mitunter besitzt er auch noch ein oder zwei oxychromatische Nukleolen, unterscheidet sich aber von den Blastemkernen durch seine viel tiefere Färbung. Das Chromatin ist in gröberen Brocken auf dem achromatischen Kerngerüst angeordnet. Die Form des Kerns ist oft ganz regelmässig rund, doch nie so langgestreckt, wie es bei Blastemzellen eine häufige Erscheinung ist. Nicht selten ist der Kern aber auch unregelmässig geformt und besitzt dann eine nierenförmige Gestalt. Das homogene Plasma bildet eine schmale Hülle um den Kern und hat einen tief blauen Ton angenommen.

Die Zellen mit eosinophilen Granulis (Fig. 17—19, Taf. VI) unterscheiden sich von allen anderen sofort durch die ihrem Plasmaleib eingelagerten, mit Eosin leuchtend rot gefärbten Körnchen. Hahn hat sie Wanderzellen mit phagozytärer Funktion genannt. Die Form der ganzen Zellen sowie ihrer Kerne wechselt ganz ausserordentlich. Die Zellperipherie ist häufig unregelmässig, wie die der Blastemzellen. Dann ist der Kern meist ziemlich gross, regelmässig, oft lässt sich in ihm

ein oxychromatischer Nukleolus nachweisen. Viele dieser unregelmässig geformten und mit regelmässigen Kernen ausgestatteten Zellen sind verhältnismässig arm an eosinophilen Granulis.

Dagegen gibt es sehr viele andere Zellen, deren Plasmaleib prall gefüllt mit den roten Körnchen ist. Ihre Gestalt ist meist kugelig, ihr Kern klein, der Zellwand häufig an einer Seite dicht angedrückt, dunkel gefärbt und von ganz unregelmässiger Form. Diese beiden Extreme der Hahnschen Wanderzellen sind durch alle Übergänge miteinander verbunden.

Bei einem genaueren Vergleich der drei geschilderten Zelltypen mit den Blastemzellen wird man jedenfalls meine Bedenken teilen, das alles als „gewuchertes Urnierenblastem" zu bezeichnen. Ich halte die von den Blastemzellen unterschiedenen drei Zelltypen für unzweifelhafte Leukozyten, eine Ansicht, die durch das gelegentliche Vorkommen dieser Zellen in den Blutgefässen auch anderer Organe als der Niere bewiesen wird.

Zwei Möglichkeiten des Ursprungs der Leukozyten sind nun vorhanden: Entweder sie sind in die Niere eingewandert und vermehren sich hier nur, oder sie entstehen hier aus dem Blastem.

Dass mit der Urniere ein lymphoides Organ verbunden ist, ist für die Fische an einer grossen Anzahl von Arten erwiesen (vergl. Drzewina [1905]). Bei den Amphibien beschreibt die gleiche Verfasserin das Vorhandensein eines lymphoiden Gewebes in der Niere von Proteus. Ferner nimmt Maximow die Vor- und Urniere von Selachiern und Amphibienlarven als Vermehrungsstätte weisser Blutkörperchen in Anspruch.

Emery beschreibt, dass bei Zoarces und Belone das Urnierenblastem nicht ganz in der Bildung der Urnierenkanäle aufgehe. Ein Teil entwickle sich vielmehr zum lymphoiden Gewebe.

Maas endlich gibt für Myxine die Umwandlung des Epithels der Vornierenkanäle in lymphoides Gewebe an.

Die beiden letztgenannten Autoren nehmen also einen genetischen Zusammenhang des lymphoiden Gewebes mit dem Nierengewebe an. Ich bin der gleichen Ansicht und nehme an, dass sich die Leukozyten in der Urniere aus dem Nierenblastem differenzieren. Hahn hat die genetischen Beziehungen des

lymphoiden Gewebes zum Blastem ganz richtig erkannt, wenn er es auch histologisch falsch deutete.

Gegen die Möglichkeit, dass sich die Leukozyten in der Urniere nur vermehren, spricht in erster Linie das tatsächliche Vorhandensein aller Übergangsformen vom typischen Leukozyten bis zur typischen Blastemzelle. Die Fig. 8, 9, 10, 14, 17, Taf. VI, zeigen einige solcher Übergangsformen, deren Mannigfaltigkeit aber keineswegs mit den abgebildeten Typen erschöpft ist. Tatsächlich lassen sich nicht nur Übergänge von den gross- und kleinkernigen Formen zu den Blastemzellen, sondern auch von den grosskernigen zu den kleinkernigen und vielleicht sogar zu den eosinophilen Zellen feststellen.

Der Umformungsprozess der Blastemzellen zu Leukozyten ist stets mit einer Verdichtung des Kerns verbunden, der sich immer intensiver färbt. Bei der Differenzierung zu kleinkernigen Formen wird nun der Kern immer kleiner, während das Protoplasma sein Volumen annähernd behält: bei den grosskernigen Formen behält der Kern sein Volumen, während das Protoplasma immer mehr schwindet. Das Protoplasma wird bei beiden Formen immer homogener, ändert seine Färbbarkeit aber in entgegengesetzten Richtungen, indem es bei den kleinkernigen Formen immer mehr Eosin, bei den grosskernigen dagegen immer mehr Hämatoxylin aufnimmt.

Die Jugendstadien der Zellen mit eosinophilen Körnchen gleichen den Blastemzellen in Kern und Protoplasma vollständig und unterscheiden sich anfänglich nur durch die Einlagerung der eosinophilen Granula, welche zuerst in ganz geringer Anzahl, 3—4, auftreten. Allmählich wird auch bei ihnen der Kern immer tiefer färbbar, während die Struktur des Protoplasmas infolge der zahlreicheren Körnchen immer undeutlicher wird.

Das Vorhandensein der Übergangsformen von Leukozyten zu Blastemzellen wäre ganz unverständlich, wenn nicht eine Umbildung von Blastemzellen in Leukozyten stattfände. Denn aus Leukozyten können doch immer nur Leukozyten hervorgehen.

Mit der Auffassung einer Umbildung von Blastemzellen in Leukozyten steht auch die innige Vermengung der beiden Komponenten des lymphoiden Gewebes in Einklang, welche auch an Stellen, wo die Zellen ganz dicht gedrängt, in scheinbar epithelialem Verbande, liegen, zu beobachten ist. Man sieht da

häufig Blastemzellen dicht umringt von Entwicklungsstadien der Leukozyten oder fertigen Leukozyten, oder es liegen auch mitten in einer Gruppe dicht gedrängter Blastemzellen einige Leukozyten.

Durch die Annahme genetischer Beziehungen der Leukozyten zum Nierenblastem finden ferner die Wechselbeziehungen in der Masse der Nieren- und lymphoiden Substanz der Urniere in den verschiedenen Kulturen eine Erklärung. In der Kälte sind ja wenige Nierenkanälchen, dafür aber sehr viele Leukozyten vorhanden, in der Wärme dagegen sehr wenige Leukozyten, dafür aber zahlreiche Nierenkanälchen. Dieses Verhalten wird erklärt, wenn wir annehmen, dass die Kälte die Umbildung des Nierenblastems zu Leukozyten, die Wärme dagegen umgekehrt die Umbildung zu Nierenkanälchen begünstigt.

Auch bei Hahns Riesenlarve war die sehr starke Ausbildung des lymphoiden Gewebes mit sehr schwacher Entwicklung der Nierenkanälchen verbunden. Dies war einer der Gründe, weshalb Hahn das lymphoide Gewebe als gewuchertes Nierenblastem deutete.

Man könnte gegen die hier gegebene Deutung der Befunde, welche der Temperatur einen bestimmenden Einfluss auf die histologische Differenzierung des Nierenblastems zuspricht, vielleicht einwenden, dass das Blastem von vornherein nichts Einheitliches sei, sondern sich aus Komponenten zusammensetze, die von Anfang an dazu bestimmt seien, entweder Nierenkanälchen oder Leukozyten zu liefern, Komponenten, die man nur nicht morphologisch unterscheiden könne. Dann würde es sich nur um eine verschiedene Beeinflussung der Massenzunahme zweier Gewebe handeln. Diese theoretische Möglichkeit muss natürlich offen gelassen werden. Mir persönlich kommt sie nicht sehr wahrscheinlich vor, und sie müsste, um ernstlich diskutierbar zu werden, auch erst durch irgend welche positive Beobachtungen gestützt werden. So lange aber das Nierenblastem als etwas Einheitliches allgemein beschrieben wird, kommt mir meine Deutung nicht nur als berechtigt, sondern als die einzig mögliche vor.

Ich fasse die Befunde an der Urniere noch einmal kurz zusammen. Sie lauten:

Der Querschnitt der Urniere von Kältelarven ist grösser als der von Wärmelarven und dieser wieder grösser als der von Normaltieren.

Das Wachstum der Niere wird in der Kälte bedingt hauptsächlich durch die sehr starke Entwicklung des lymphoiden Gewebes, in der Wärme dagegen durch eine etwas grössere Anzahl und besonders durch stärkere Aufknäuelung der Nierenkanälchen.

In der Niere sind die Anzahl der Nierenkanälchen und die Verzweigung der Blutgefässe bei Kälte geringer als bei Normaltemperatur. In der Wärme dagegen ist das Blutgefäss-System stets auffallend gut entwickelt, doch finden sich weit weniger Leukozyten.

Das Urnierenblastem ist eine Bildungsstätte der Leukozyten.

Durch die Temperatur wird die Richtung der Differenzierung des Nierenblastems beeinflusst, derart, dass Kälte die Umbildung in Leukozyten, Wärme dagegen die Differenzierung zu Nierenkanälchen begünstigt.

Die Leber.

Die Grösse der Leber ist im allgemeinen bei Kältetieren bedeutender als bei Wärmetieren. In ihrer Ausbildung machen sich schon auf relativ frühen embryonalen Stadien Unterschiede geltend. Wenigstens gilt das für den Vergleich von Kälte- und Normaltieren, während ich zwischen Tieren aus optimaler Temperatur und Wärme keine durchgreifenden Unterschiede feststellen konnte.

Die Unterschiede beziehen sich hauptsächlich auf die Versorgung des Leberparenchyms mit Blut, derart, dass die Blut-

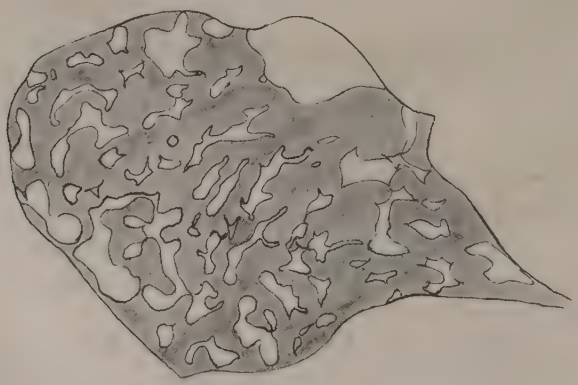


Fig. 10.

versorgung in der Kälte eine erheblich schlechtere ist als in der Wärme, ähnlich wie wir das schon bei der Urniere gefunden haben. Dieser Unterschied lässt sich oft schon auf relativ frühen Entwicklungsstadien deutlich erkennen, bei denen der Darm noch lange nicht seine volle Ausbildung erreicht hat und noch mit grossen Massen von Dotter beladen ist. Die beiden Texttig. 10 und 11 von einem Kälte- und einem Normalembryo erläutern diese Verhältnisse. Wir sehen hier, wie die dunkel gehaltene Masse der Leberbalken die Fläche der hellen Bluträume in der Kälte bei weitem übertrifft. Ausserdem aber fällt auf, dass die Lumina der Blutgefässe fast durchweg in der Kälte erheblich enger sind. Dies könnte einmal daher kommen, dass die Verästelung der Lebertubuli in der Kälte eine verhältnismässig raschere gewesen wäre, oder aber daher, dass die Blutmenge geringer und das Lumen aller Gefässe von vornherein in der Leber bei tiefer Temperatur kleiner als in der Normaltemperatur gewesen wäre. Eine Betrachtung noch jüngerer Stadien spricht unbedingt für die letztere Möglichkeit. Schon auf Stadien, bei denen der gesamte Darm erst zwei oder drei Windungen gemacht hat, finden wir das gleiche Verhältnis von Blut und Lebersubstanz wie auf den Textfiguren, und wir müssen daher annehmen, dass die Blutversorgung der Leber von Anfang an in der Kälte eine weniger gute ist als in der Wärme.

In der Optimaltemperatur hält in der weiteren Differenzierung der Leber die Entwicklung der Blutgefässe mit der-

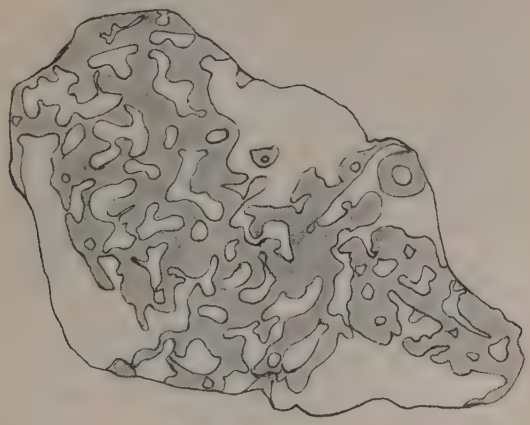


Fig. 11.

jenigen der Lebertubuli Schritt, so dass noch lange ein Verhältnis der beiden Komponenten auf dem Querschnitt gewahrt bleibt, wie es die Textfig. 12 zeigt. Alle Lebertubuli werden

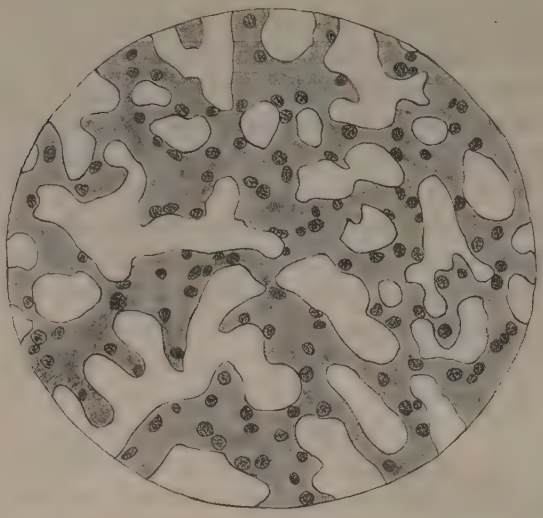


Fig. 12.

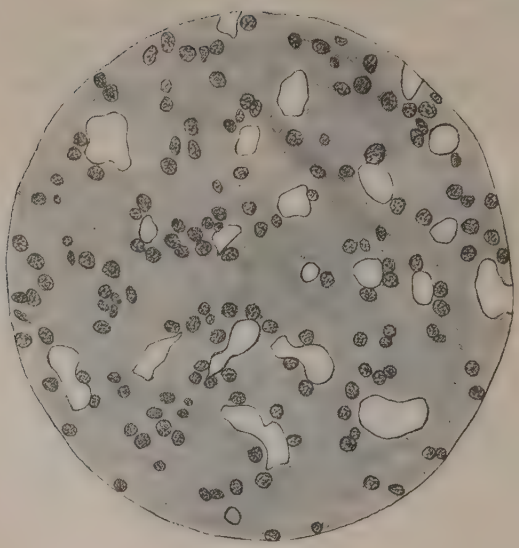


Fig. 13.

stets reichlich mit Blut versorgt, und auch wenn gegen die Metamorphose zu die sie versorgenden Gefässe zu engen Kapillaren von nur ganz geringem Durchmesser geworden sind, grenzt doch jeder der ausserordentlich verästelten und mit einander anastomosierenden Tubuli an mindestens eine Kapillare.

In der Kälte dagegen gewinnt, wie die einem gleichen allgemeinen Entwicklungsstadium wie die Textfig. 12 entnommene Textfig. 13 lehrt, die Substanz der Leberbalken immer mehr die Oberhand über die Blutgefässe. Ja schon auf recht frühen Stadien, die noch einen sehr weiten Weg bis zur Metamorphose haben, ist das Verhältnis der beiden Gewebe gänzlich zu Ungunsten des Blutes verschoben. Bilder mit derartig starkem Prävalieren der Leberbalken findet man bei Normaltemperatur höchstens kurz vor der Metamorphose.

Die Textfig. 13 zeigt in ihrem oberen Abschnitte eine Erscheinung, welche die Leber alter Kältelarven von der Leber normaler Tiere deutlich unterscheidet. Wenn auch in der Figur keine Zellgrenzen eingezeichnet sind, so lässt sich doch aus der starken Anhäufung von Zellkernen zwischen den beiden obersten Gefässanschnitten ersehen, dass hier eine starke Zellvermehrung in den Leberbalken ohne Dazwischenwuchern von Blutkapillaren stattgefunden hat. Ich halte es für wahrscheinlich, dass jedenfalls ein Teil dieser Zellen auf die Versorgung mit Nährmaterial durch Diffusion aus den benachbarten Zellen angewiesen sein muss. Die Zugehörigkeit der einzelnen Zellen zu einem bestimmten Lebertubulus ist allerdings leider in sehr vielen Fällen gar nicht sicher festzustellen. Diese Feststellung könnte meines Erachtens, wenn überhaupt, dann nur nach Injektion der Gallenkapillaren an frischem Material gelingen. An gehärteten Tieren lässt sie sich nicht mehr ausführen.

Solche von Blutgefässen getrennte Anhäufungen von Leberzellen finden sich bei den Kältelebern in verschiedener Häufigkeit, können aber das Bild eines Leberquerschnitts nahezu beherrschen, so dass man gelegentlich im Gesichtsfelde eines Leitzschen Objektivs 8 und Oc. 1 überhaupt keinen Blutgefässanschnitt zu sehen bekommt.

Wir müssen uns nun vergegenwärtigen, dass in der sich entwickelnden Leber die Sprossen der Leberbälkchen miteinander Anastomosen bilden, die Zellen also da, wo sie aneinanderstossen,

bestrebt sind, mit breiten Berührungsflächen in festen Kontakt zu treten, und dass die Zellen bei schmäleren Blutgefässen, wie sie in der Kälte auftreten, sich viel eher berühren müssen, als in der Wärme. So ist also möglicherweise das geschilderte, notwendig auf eine schlechtere Funktion hinauslaufende Verhalten der Kältelebern eine Wirkung der schlechteren Gefässausbildung allein.

Als ein Anzeichen für eine Einwirkung der Kälte auf die Leberzellen selbst könnte höchstens die verschiedentlich, wenn auch durchaus nicht überall beobachtete atypische Orientierung der Zellkerne genannt werden. Es ist bekannt, dass die Kerne der Leberzellen meist nahe denjenigen Wänden gelegen sind, welche an die Blutgefässe grenzen, eine Regel, die ich in der Normaltemperatur stets bestätigt fand. In der Kälte aber findet man nicht selten die Kerne in ihrer Lage gar nicht nach den Blutgefässen orientiert.

Ferner kann in Bestätigung der von Chambers für andere Organe gemachten Angaben erwähnt werden, dass in der Kälte die Leberzellen häufig beträchtlich grösser sind, als in der Normaltemperatur.

Schliesslich muss ich noch betonen, dass die meisten älteren Kältelebern wenigstens einige normal ausgebildete Partien besitzen, und dass sich unter jungen Kältelebern auch solche mit weiten Blutgefässen finden. Die geschilderten Verhältnisse finden sich eben nicht immer, sondern nur sehr häufig.

Die Wirkung der Wärme auf die Leber ist leider nicht so eindeutig, wie die der Kälte, weshalb ich von einer ausführlicheren Behandlung absehe. Ich will aber bemerken, dass häufig die Leber nicht so schön regelmässig ausgebildet war wie bei Normaltieren, und dass dann einzelne Partien in ihrem Aussehen oft den Kältelebern glichen, doch ging die Temperaturwirkung nie so weit wie dort. Jedenfalls steht also die Wärmeleber in ihrem mikroskopischen Bau der normalen viel näher als die Kälteleber.

Die Muskulatur.

Eine ganz eigenartige Wirkung der Temperatur fand ich bei der Muskulatur vor, und zwar ebensowohl in der Kälte, wie in der Wärme, während die Normaltiere frei von der merkwürdigen Bildung blieben.

Bei älteren Larven, etwa von dem Augenblicke an, wo sich die Knospe der hinteren Extremität zum Bein zu differenzieren beginnt, findet man auf Querschnitten durch die Rückenmuskulatur bald häufiger, bald seltener einzelne Muskelfasern, bei denen ein zentraler Strang von normalen längs verlaufenden Fibrillen einseitig oder allseitig von zirkulär verlaufenden Primitivfibrillen umgeben ist. Der Querschnitt einer solchen allseitig von zirkulären Fibrillen umgebenen Muskelfaser bietet das Bild der Fig. 2, Taf. VI, dar.

Derartige Fasern finden sich in der Rückenmuskulatur regellos zerstreut, bald einzeln, bald mehrere nebeneinander, ohne dass es möglich wäre, irgend eine besonders bevorzugte Stelle ihres Auftretens ausfindig zu machen.

Die Muskulatur junger Larven, also gerade die Stadien, in welchen die ersten Myofibrillen gebildet werden, hat ein ganz normales Aussehen. Das jüngste Tier, bei dem ich zirkuläre Fibrillen fand, war eine 13 Tage alte Wärmelarve von einer Gesamtlänge von 13 mm und 6 mm Kopf-Afterlänge. Das Tier besass eine kleine, aber deutlich sichtbare Knospe der hinteren Extremität, eine bereits ziemlich voluminöse Urniere und kleine, paarige Gonaden.

Während der Entwicklung der Extremitäten nimmt die Zahl der abnormen Muskelfasern, die man zuerst nur ganz selten bei Tieren mit noch undifferenzierter hinterer Extremitätenknospe antraf, bedeutend zu, und ich besitze eine Serie von Längsschnitten durch einen Abschnitt der Rückenmuskulatur einer älteren Kältelarve, bei der nur noch ganz wenige normale Fasern aufgefunden werden können. Fraglos ist auch hier wieder der Einfluss der Kälte viel stärker als derjenige der Wärme, da ich bei Larven aus der Wärmekultur nie eine so grosse Anzahl beeinflusster Muskelfasern wie bei Kältetieren fand.

Betrachten wir nun die Struktur der abnormen Muskelfasern.

An Längsschnitten und isolierten ganzen Muskelfasern lässt sich erkennen, dass nicht um die ganze abnorme Faser eine Hüllschicht von zirkulären Fibrillen verläuft, sondern dass diese Schicht die Fasern nur auf ein längeres oder kürzeres Stück in der mittleren Zone der Faser, etwa wie ein Serviettenring die Serviette, umhüllt, während die Enden frei von dieser Umhüllung

sind. Die schematische Textfig. 14, welche eine isolierte Faser im optischen Längsschnitt zeigt, und an welcher von oberflächlichen Gebilden nur noch die Zellkerne mit dem Zeichenapparat eingetragen sind, erläutert das Gesagte. Wir sehen an der Figur gleichzeitig, dass in der Zone der zirkulären Fibrillen der zentrale Strang längs verlaufender Fibrillen eine starke Einschnürung erfahren hat.

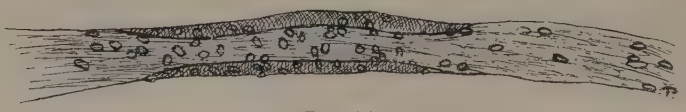


Fig. 14.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass zu Beginn und im ganzen Verlauf der veränderten Zone der Muskelfaser Primitivfibrillen, welche gegen das Faserende zu in ganz normaler longitudinaler Richtung verlaufen, einzeln oder in Gruppen aus ihrer Richtung unter einem mehr oder weniger spitzen Winkel abgelenkt werden, um sich rankenförmig um die zentralen Fibrillen herumzuwinden. Dies zeigt Fig. 1, Taf. VI. Leider konnte ich an keinem Präparate feststellen, ob derartige abgelenkte Fibrillen je wieder normale Richtung annehmen, was für das Verständnis der ganzen Bildung sehr wichtig wäre.

Wenn es aber auch sicher ist, dass ursprünglich longitudinal verlaufende Fibrillen aus ihrer Richtung abbiegen und zirkulären Verlauf annehmen, so zweifle ich doch daran, dass alle zirkulären Fibrillen aus ihrer ursprünglichen Richtung abgelenkte Längsfibrillen sind. Man findet nämlich besonders auf Längsschnitten Fibrillen von so verschiedenem Durchmesser in dem zirkulären Fibrillenring, dass man an Heidenhains Abbildung der ersten Anlage von Muskelfibrillen in der Herzwand, „Plasma und Zelle“ Bd. II, Abb. 375, erinnert wird, und die Möglichkeit wenigstens offen gelassen werden muss, dass zirkuläre Fibrillen an Ort und Stelle, d. h. also auch in abnormer Richtung angelegt werden (vergl. Fig. 1, Taf. VI).

Die zirkulären Fibrillen verlaufen übrigens durchaus nicht alle einander parallel, sondern kreuzen sich, bald einzeln, bald mehrere dicht nebeneinander verlaufend, ständig, so dass ein verwirrendes Durcheinander entsteht. Aus diesem Grunde ist

es unmöglich, in dem Wirrwarr von Fibrillenanschnitten durch eine grössere Anzahl von Schnitten stets mit Sicherheit ein und dieselbe Fibrille zu verfolgen.

Das Abbiegen von Myofibrillen aus ihrem longitudinalen Verlauf ist auf dem Querschnitt wie auf dem Längsschnitt (Fig. 2 und 1, Taf. VI) deutlich zu erkennen. Auf dem in Fig. 2 abgebildeten Querschnitt ist die Ablenkung insbesondere auf der rechten Seite und unten deutlicher sichtbar.

Die Entwicklung der abnormen Struktur ist, wie schon gesagt, nur an bereits ziemlich dicken Muskelfasern zu studieren. Die Anlage der ersten Muskelfibrillen erfolgt ganz normal. Es ist also klar, dass die zirkulären Fibrillen erst an älteren, oft schon recht dicken Primitivbündeln auftreten, die vorher eine ganz normale Struktur besassen. Die zirkulären Fibrillen bilden sich an ihnen zunächst an einer Seite in geringer Anzahl, wie dies Fig. 3, Taf. VI, zeigt. Der Ring wird dann immer mächtiger und kann schliesslich eine grössere Dicke erreichen als der zentrale Strang longitudinaler Fibrillen.

Der Einfluss der extremen Temperatur erstreckt sich nicht nur auf die Myofibrillen, sondern auch auf das Sarkoplasma und die Zellkerne. Das stark gekörnelte Sarkoplasma gewinnt in der Zone der zirkulären Fibrillen, und zwar hauptsächlich am Aussenrande, eine sehr starke Ausbildung (vergl. Fig. 1 und 2). Die Kerne nehmen, wie die Textfig. 14 zeigt, in derselben Zone stark an Zahl zu, schon im Vergleich zu den normalen Enden der gleichen Muskelfaser. Ausserdem wird die Form der Kerne in der Ringzone häufig verändert, indem sie in zwei oder mehrere spitze Zipfel ausgezogen werden. Derartige Kernformen kommen bei normalen Fasern nie vor, wenn auch auf den in Betracht kommenden Stadien selbst in der Normaltemperatur die Kerne in den Muskelfasern noch nicht ausnahmslos zu dem bekannten langgestreckten Typus entwickelt sind. Die Kernvermehrung und die abweichende Kernform sind so typisch, dass sie die Auffindung von abnormen Muskelfasern an Mazerationspräparaten bedeutend erleichtern.

Die Veränderungen am Sarkoplasma und an den Kernen beweisen jedenfalls, dass es sich bei unserer Muskelabnormität nicht etwa bloss um Veränderungen des Wachstumstempos einzelner Fibrillen, sondern um eine Alteration der gesamten

Muskelfaser einschliesslich ihrer protoplasmatischen Zellelemente handeln muss.

Die hier beschriebene Abnormität verdiente übrigens eine ganz genaue Untersuchung der feinsten histologischen Details, da sie vielleicht Klarheit über strittige Punkte der normalen Histologie der Muskelfaser, die ja neuerdings wieder durch Baldwin in Diskussion gezogen worden ist, bringen könnte. Baldwin trägt die Anschauung vor, dass sich um jeden Muskelkern ein dünner Protoplasmaschlauch befinde, der gegen die Fibrillen durch eine Membran abgegrenzt sei. Hieraus würde sich eine grössere physiologische Selbständigkeit der einzelnen Muskelkerne resp. -zellen ergeben, als wenn wir der ganzen Muskelfaser nur den Wert einer einzigen vielkernigen, aber an Protoplasma äusserst armen Zelle zusprechen. Für eine physiologische Selbständigkeit der Muskelkerne spricht nun meine Beobachtung, dass nur diejenigen Zellkerne atypisch aussehen und gewuchert sind, welche in der auch fibrillär abgeänderten Zone der Muskelfaser liegen, dagegen diejenigen Kerne normal blieben, welche den auch sonst normal gebliebenen Enden der Faser genähert sind.

Es handelt sich übrigens bei der Ringfaserbildung in den Muskelfasern nicht etwa um eine Zufallsbildung, die nur an dieser Kultur aufgetreten wäre. Denn ich fand die gleiche Muskelabnormität auch in der Wärme- und Kältekultur des von einem anderen Elternpaare abstammenden zweiten Geleges des Sommers 1913 (Kultur A^1 und C^1).

Allgemeiner Teil.

Im beschreibenden Teil dieser Arbeit wurde das Material zur Beantwortung der drei anfangs aufgeworfenen Fragen geliefert. Die Antwort muss für alle drei Fragen in bejahendem Sinne erfolgen, da sowohl zeitliche Verschiebungen als auch Massenveränderungen und Abänderungen der histologischen Struktur in Abhängigkeit von der Temperatur festgestellt wurden.

Zeitliche Verschiebungen der Entwicklungsvorgänge durch die Temperatur wurden bei den äusseren Kiemen beobachtet. Bei demselben Organ findet sich eine Abhängigkeit der Grösse von der Temperatur. Die Masse der Kiemen nimmt mit der Temperatur zu. Ferner ist die Beeinflussung des Blut-

gefäßsystems wohl unter die Rubrik „Massenveränderungen“ zu setzen. In der Niere und Leber der Kältetiere wies das Blutgefäßsystem eine viel schwächere Ausbildung auf, als bei Normal- und Wärmetieren. Die Masse der einzelnen geweblichen Elemente der Urniere zeigte gleichfalls eine Abhängigkeit von der Temperatur. Als Ursache erkannten wir hierfür einen Einfluss der Temperatur auf die histologische Differenzierung des Nierenblastems. Ein Fall von Beeinflussung der histologischen Struktur ist auch die Bildung der Ringfasern an Primitivbündeln der Rückenmuskulatur, wobei aber zu berücksichtigen ist, dass es sich hierbei nicht um eine Beeinflussung der Richtung der Differenzierung eines embryonalen Gewebes, sondern um eine Alteration bereits differenzierter Zellen handelt.

Worin liegt der Grund für das verschiedene Verhalten der einzelnen Organe?

Auf den ersten Blick scheint die Intensität der Funktion für Kiemen und Nieren eine Erklärungsmöglichkeit zu bieten. In beiden Fällen entspricht ja die Grösse der respiratorischen resp. exkretorischen Oberfläche in den einzelnen Temperaturen den grösseren oder geringeren an sie gestellten Anforderungen, sie ist der Funktion angepasst.

Wenn nun auch eine funktionelle Anpassung an dem Zustandekommen der Grössenunterschiede dieser Organe höchst wahrscheinlich beteiligt ist, so reicht sie doch nicht aus, um alle Veränderungen zu erklären. Bei den Kiemen fanden wir ja in der Kälte ausser geringer Grösse und Anzahl der Kiemenäste auch noch, dass letztere häufig verbogen waren. Das lässt aber auf Wachstumshemmungen schliessen, die wohl auch zur Erklärung des an gleicher Stelle erwähnten gelegentlichen gänzlichen Fehlens der Kiemen in extremer Kälte heranzuziehen sind. Die äusseren Kiemen sind ja ein bei den Amphibien weit verbreitetes und in der Natur stets funktionierendes Organ, für das wir unbedingt eine ererbte Anlage annehmen müssen. Eine funktionelle Erklärung für die Unterdrückung auch der primitivsten Anlage eines Organs scheint mir aber doch äusserst bedenklich zu sein, hierfür müssen wohl andere, entwicklungsmechanische Gründe, Entwicklungshemmungen irgend welcher Art, die gerade dieses Organ trafen, angenommen werden. Mit aller Sicherheit lässt sich hier freilich eine rein funktionelle

Erklärung nicht ausschliessen, denn es bleibt wenigstens denkbar, dass die Bildung der äusseren Kiemen nur dann erfolgt, wenn die übrige Haut die Respiration nicht mehr bestreitet, in extremer Kälte also, wo die Hautatmung völlig ausreichte, die Kiemen allein deswegen nicht angelegt wurden, weil sie überflüssig waren. Mir persönlich erscheint allerdings eine derartige rein funktionelle Erklärung aus den eben angeführten Gründen sehr unwahrscheinlich.

Wie für die Kiemen, so ist auch für die Niere die veränderte Funktion zur Erklärung der beobachteten Veränderungen heranzuziehen. Indessen sind auch hier in der veränderten histologischen Ausbildung der Nierenkanälchen in der Kälte Hinweise darauf enthalten, dass es sich nicht um reine Massenveränderung handelt, also eine rein funktionelle Erklärung auch nicht am Platze ist. Ebenso scheint mir ein Versuch rein funktioneller Erklärung der Differenzierungsrichtung des Nierenblastems auf grosse Schwierigkeiten zu stossen. Jedoch muss ich zugeben, dass auch hier kausale Beziehungen der morphologischen Veränderungen zur Funktion denkbar bleiben, da wir über die Funktion des lymphoiden Gewebes vorläufig nichts wissen.

Für das Verhalten der Muskulatur und des Blutgefäßsystems halte ich indessen jeden Versuch einer funktionellen Erklärung für aussichtslos. Hier müssen wir uns nach anderen Ursachen umsehen.

Schliesslich muss gegenüber jedem rein funktionellen Erklärungsversuche auf die Tatsache hingewiesen werden, dass in allen Organen die Intensität des Stoffwechsels und der Funktion durch Kälte herabgesetzt und durch Wärme gesteigert wird, und es von diesem Gesichtspunkte aus schwer verständlich ist, wenn die veränderte Intensität der Funktion nur an einigen Organen gestaltliche Veränderungen hervorrufen soll, an anderen dagegen nicht.

Ein weiterer Faktor, der die verschiedene Ausbildung der Organe veranlasst haben könnte, ist die Veränderung des Blutgefäßsystems. Da das Blut alle Organe ernährt, kann man sich leicht vorstellen, dass Veränderungen in der Ausbildung der Blutbahnen von Einfluss auf die Entwicklung anderer Organe sind. Auch die mechanische Wirkung des Blutdrucks kann für

die Ausbildung einzelner Organe, z. B. der Kiemen, wohl in Frage kommen. Allein sicherlich ist auch hierin nicht die Erklärung für alle „Temperatureinflüsse“ zu suchen. So bleibt z. B. das Auftreten der zirkulären Fibrillen in Kälte und Wärme, also unter ganz entgegengesetzter Ausbildung des Blutgefäßsystems, unverständlich. Überdies muss ja auch erst ein Grund für die schlechte resp. besonders gute Ausbildung des Gefäßsystems selbst gefunden werden.

Der Hauptgrund für die so verschiedene Reaktion einzelner Organe auf Temperatureinflüsse kann meines Erachtens nur darin erblickt werden, dass die einzelnen Gewebe des Organismus nicht alle gleich, sondern nach ihrer geweblichen Spezifizität verschieden auf abnorme Temperaturen reagieren. Hat aber erst einmal ein Gewebe in seinem Entwicklungstempo oder in seiner Entwicklungsrichtung sich irgendwie besonders, d. h. mit der Entwicklung des übrigen Organismus nicht übereinstimmend, beeinflussen lassen, dann muss dies gleich eine Menge anderer Veränderungen korrelativ zur Folge haben. Ob nun in unserem Falle nur ein Gewebe, oder aber mehrere von der Temperatur selbst sich haben beeinflussen lassen, ist natürlich nicht zu entscheiden, scheint mir aber auch belanglos zu sein. Prinzipiell aber ist die Annahme, dass die Temperatur nicht alle Gewebe des Organismus gleichmässig beeinflusst, sondern dass die einzelnen Zellarten nach ihrer histologischen Besonderheit auf abnorme Temperaturen verschieden reagieren, unabweisbar.

Neben Gewebsveränderungen, die unter dem direkten Einfluss der Temperatur oder in Korrelation zu anderen Geweben resp. Organen eintraten, kommt dann funktionellen Anpassungen und Ernährungsstörungen natürlich auch noch eine Bedeutung insbesondere für Veränderungen in der Masse einzelner Organe zu.

Wenn aber die Entwicklung der Organe durch abnorme Temperaturen ungleichmässig wird, dann bedarf es sicherlich Regulationen, damit der Organismus das physiologische Gleichgewicht aufrecht erhalten kann. Als Ausdruck von Regulationen möchte ich die Verlangsamung des Entwicklungstempos deuten, welche sich hauptsächlich in der Wärme auf späteren Entwicklungsstadien geltend macht. Es ist eine oft bestätigte Tatsache, dass

das van 't Hoffsche Gesetz, wonach bei Erhöhung der Temperatur um 10° der Ablauf chemischer Reaktionen um das Doppelte bis Dreifache beschleunigt wird, auch für die Entwicklung von Organismen gilt. Auf jungen Entwicklungsstadien trifft das Gesetz (vergl. die Angaben auf S. 62) auch bei unserem Material zu. Um so auffallender ist es, dass das Entwicklungstempo auf späteren Stadien (vergl. die Daten der Metamorphose) bedeutend langsamer ist und hier anscheinend das van 't Hoffsche Gesetz nicht mehr gilt, das für den Ablauf der chemischen Prozesse natürlich auch hier Gültigkeit haben muss. Ich halte es nun für wahrscheinlich, dass mit zunehmender histologischer Spezialisierung in den Kaulquappen immer mehr Regulationen notwendig wurden, um das physiologische Gleichgewicht aufrecht zu erhalten. Regulationen aber erfordern Zeit, und diese muss von der physikalisch-chemischen Beschleunigung natürlich abgezogen werden. Auf diese Weise kommen dann die Zahlen zustande, wie sie die Angaben über die Metamorphose zeigen, welche scheinbar dem van 't Hoffschen Gesetz widersprechen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit weisen Beziehungen auf zu den Ergebnissen der gleichfalls an Fröschen angestellten Untersuchungen über das Sexualitätsproblem und über den Einfluss der Temperatur auf die Grösse des gesamten Organismus.

R. Hertwig und seine Schüler haben gezeigt, dass die sexuelle Differenzierung der Frösche, d. h. die histologische Differenzierung der Gonaden von der Temperatur abhängig ist. Aus den hier mitgeteilten Beobachtungen geht nun hervor, dass in diesem Punkte die Gonaden keine Sonderstellung einnehmen, da auch andere Organe in ihrer Differenzierung von der Temperatur abhängig sind. Wie wir sahen, bildet das Verhalten des Urnierenblastems geradezu ein Analogon zur sexuellen Beeinflussung, da auch hier eine zwar nicht vollständige, aber doch weitgehende Bestimmung über das weitere Schicksal (Leukozyt oder Nierenzelle) des Blastems der Temperatur zukommt. Dies verdient besonders hervorgehoben zu werden, da nach Witschi der Sexualstrang aus Zellen des Nierenblastems hervorgeht. Die Richtung der späteren Entwicklung der Genitalzellen, ob sie zu Ei- oder Spermazellen werden, soll nach demselben Autor damit zusammenhängen, dass sie entweder in den Sexualstrang einwandern oder nicht. Wenn diese Ansicht Witschis richtig ist,

dann sind kausale Zusammenhänge zwischen der Differenzierungsrichtung des Nierenblastems und der Geschlechtsbestimmung nicht unwahrscheinlich.

Einen Einfluss der Temperatur auf die Gesamtgrösse der Kaulquappen stellte Chambers fest. Er fand, was ich durchaus bestätigen kann, dass auf gleichen Entwicklungsstadien die Wärmetiere kleiner, die Kältetiere dagegen grösser sind als die Normaltiere. Über die Ursache dieser Grössenunterschiede spricht er sich auf Grund von Messungen der Zellgrösse wörtlich folgendermaßen aus:

„Die bedeutendere Grösse eines bei 10° gezüchteten Frosches im Vergleich zu einem bei 25° gezüchteten ist die Folge der bedeutenderen Grösse seiner Zellen."

Dieser Satz ist für den speziellen Fall eine Antwort auf die viel erörterte Frage, ob die durch Einflüsse irgendwelcher Art induzierten Abweichungen eines Organismus von der für seine Art charakteristischen Durchschnittsgrösse auf Verschiedenheiten in der Zahl oder der Grösse seiner Zellen zurückzuführen sind.

Der Satz von Chambers mag, rein formal genommen, richtig sein, wollte man aber daraus eine Entscheidung der physiologischen Frage, ob die Temperatur die Zellteilung oder das Wachstum der Zellen beeinflusst, was doch schliesslich das eigentlich Interessante ist, herauslesen, so müsste man zu einem durchaus irrigen Ergebnisse gelangen. In Wirklichkeit findet eben nicht eine gleichmässige Beeinflussung des „Gesamtorganismus", sondern eine Beeinflussung seiner einzelnen Teile statt, und diese verhalten sich sehr verschieden. Die Länge einer Kaulquappe und ihr Gewicht mögen in der Wärme geringer sein als in der Kälte, einzelne Organe brauchen sich aber an dieses Verhalten des „Gesamtorganismus", d. h. anderer Organe, gar nicht zu halten, und wir sahen, dass z. B. die Kiemen und die Masse der Nierensubstanz in der Wärme bedeutend grösser sind. Ob dann in der Gesamtlänge oder dem Gesamtgewicht eine Vergrösserung oder Verringerung eintritt, wird davon abhängen, in welchem Sinne gerade die für die Messung in Betracht kommenden Organe, also bei Messungen der Gesamtlänge etwa Muskulatur und Bindegewebe, verändert sind, oder ob die Vergrösserung der einen oder die Verkleinerung der anderen Organe bedeutender ist.

Wenn man die Organe einzeln betrachtet, ist der Satz von Chambers auch formal nicht mehr berechtigt. Denn die bedeutendere Grösse des ganzen Tieres in der Kälte geht Hand in Hand mit einer fraglos bedeutenderen Anzahl von Zellen im lymphoiden Gewebe der Urniere, und umgekehrt entspricht der geringeren Gesamtgrösse in der Wärme auch eine geringere Anzahl von Zellen im lymphoiden Gewebe.

Mit diesem Nachweise ist natürlich nicht gesagt, dass nicht für andere Organe die Feststellungen von Chambers ganz richtig sind. Es soll nur gezeigt werden, dass es sachlich unberechtigt ist, von einer Vergrösserung oder Verkleinerung des Gesamtorganismus zu sprechen und nach den Ursachen dafür zu forschen, wo der Organismus in dieser Hinsicht sich tatsächlich nicht einheitlich verändert hat, vielmehr sich in seinen einzelnen Organen ganz verschieden verhält.

Durch den Nachweis des verschiedenen Verhaltens der einzelnen Organe wird aber auch der Verdacht erweckt, dass sich vielleicht die einzelnen Zellarten in ihrem Wachstum bei verschiedenen Temperaturen nicht gleich verhalten, und die Verallgemeinerung von Chambers, dass in der Kälte alle Zellen der Frösche grösser als in der Wärme seien, eine Auffassung, welche für seinen oben zitierten Satz Voraussetzung ist, sich vielleicht nicht als berechtigt erweist. Gerade die für Messungen der Gesamtgrösse am meisten in Betracht kommenden Gewebe, Muskulatur und Bindegewebe, sind von ihm nicht untersucht worden. Möglich ist ja überdies, dass sich ausser der Grösse der Zellen auch die Menge der ausgeschiedenen Grundsubstanzen verändert. Jedenfalls aber ist die Reaktion der verschiedenen Gewebe eines Organismus auf Temperatureinflüsse keine gleichartige, und deshalb wird es noch weiterer Untersuchungen bedürfen, bis man auch nur über die formalen Vorgänge beim Zustandekommen von Grössenunterschieden durch Temperatur im Klaren ist. Und erst dann kann man mit Aussicht auf Erfolg versuchen, ein richtiges kausales Verständnis der komplizierten Vorgänge zu gewinnen.

Ich möchte diese Arbeit nicht schliessen, ohne meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Richard v. Hertwig, für die Anregung zu dieser Arbeit und sein reges Interesse an ihr, sowie für das grosse Entgegenkommen, mit dem er die

Durchführung der kostspieligen Untersuchungen im Münchener Zoologischen Institut ermöglichte, auch an dieser Stelle herzlich zu danken. Auch Herrn Professor Otto Maas bin ich für manchen wertvollen Ratschlag zu Danke verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

Baldwin, W. M.: The relation of muscle cell to muscle fibre in voluntary striped muscle. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Vol. XIV.

Derselbe: The relation of the sarcolemma to the muscle cells of voluntary vertebrate striped muscle fibres and its morphological nature. Ibid. Vol. XIV.

Derselbe: The relation of muscle fibrillae to tendon fibrillae in voluntary striped muscles of vertebrates. Morph. Jahrb., Vol. 45.

Derselbe: Muscle fibres and muscle cells of the adult white mouse heart. Anat. Anz., Bd. 42.

Chambers, R.: Einfluss der Eigrösse und der Temperatur auf das Wachstum und die Grösse des Frosches und dessen Zellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72, 1908.

Davenport, C. B., und Castle, W. E.: Acclimatisation of organisms to high temperatures. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2.

Downey, Hol.: The lymphatic tissue of the kidney of Polyodon Spathula. Folia haematologica, Bd. 8, 1909.

Drzewina, Anna: Contribution à l'étude du tissue lymphoide des Ichthyopsidés. Arch. de zool. expér. et gén., Bd. 3, 1905.

Emery, C.: Etudes sur le développement et la morphologie du rein des poissons osseux. Arch. ital. de biol., Bd. 2, 1882.

Freidsohn: Zur Morphologie des Amphibienblutes etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75, 1910.

Galloway, T. W.: Studies on the cause of the accelerating effect of heat upon growth. Am. Nat., Vol. 24.

Götte, A.: Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Greely, A. W.: Further studies on the effect of variations in the temperature on animal tissues. Biol. Bull., Bd. V.

Gudernatsch, J. F.: Fütterungsversuche an Amphibienlarven. Zentralblatt f. Physiol., Bd. 26, Nr. 7.

Derselbe: Feeding experiments on tadpoles I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 35.

Hahn, A.: Einige Beobachtungen an Riesenlarven von Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. I, 1912.

Heidenhain, M.: Plasma und Zelle. Jena 1911.

Hertwig, O.: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena.

Derselbe: Allgemeine Biologie. Jena 1912.

Derselbe: Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 51.

Derselbe: Über den Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Entwicklung der Froscheier. Sitzb. Akad. Berlin, 1896.

Derselbe: Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77.

Derselbe: Mesothoriumversuche an tierischen Keimzellen etc. Sitzb. Akad. Berlin 1911.

Hertwig, R.: Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems etc. Biol. Centralbl., Bd. 32, 1912.

King, H. D.: The effects of heat on the development of the toad's egg. Biol. Bull., Bd. V.

Maas, O.: Über Entwicklungsstadien der Vorniere und Urniere bei Myxine. Zool. Jahrb., Bd. 10, 1897.

Peter, K.: Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 20.

Przibram, H.: Experimental-Zoologie, Bd. 1. Leipzig und Wien 1907.

Maximow: Über die embryonale Entwicklung der Blutzellen bei Selachiern und Amphibien. Verh. d. Anat. Ges., 24. Vers.

Schaper: Zur Analyse des tierischen Wachstums. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 14.

Stöhr: Über die Natur der Thymuselemente. Anat. Hefte, Bd. 31.

Schultze, O.: Über die Einwirkung niederer Temperaturen auf die Entwicklung des Frosches. Anat. Anz., Bd. 16.

Weidenreich, F.: Die Leukozyten und verwandte Zellformen. Merkel und Bonnet, Ergebnisse, Bd. 19, 2. Hälfte.

Witschi: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 85 Abt. II.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI.

Fig. 1. Gezeichnet bei Zeiss. Öl-Imm. 2 mm, Kompens.-Oc. 8.
Teil eines Längsschnitts durch eine abgeänderte Muskelfaser. a = Longitudinal verlaufende normale Fibrillen. b = (Querschnitte von) Muskelfibrillen in dem Ring zirkulärer Fasern. c = Gewuchertes Sarkoplasma am Aussenrande der Faser. d = Sehr feine Fibrillen zwischen den Gruppen dickerer zirkulärer Fibrillen. e = Fibrillen, welche aus der longitudinalen in die zirkuläre Richtung umbiegen.

Fig. 2. Querschnitt durch eine Muskelfaser mit zirkulären Fibrillen. Gezeichnet mit Leitz Öl-Imm. $^1/_{12}$, Kompens.-Oc. 6 Zeiss Tubl. 140. Buchstabenerklärung wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Muskelfaser bei beginnender Ringfaserbildung. Gezeichnet bei Leitz Öl-Imm. $^1/_{12}$, Kompens.-Oc. 6, Zeiss, Tubl. 140. Buchstabenerklärung wie bei Fig. 1.

Fig. 4, 5, 6. Querschnitte durch das hintere Drittel einer Kälte- (Fig. 4), Normal- (Fig. 5) und Wärmeniere (Fig. 6). Alle drei Querschnitte gezeichnet mit Leitz Obj. 2, Oc. II. Rot die Blutgefässe, die in Fig. 6 wegen ihrer ausserordentlich feinen Aufspaltung nicht mehr ganz exakt eingezeichnet werden konnten. Grau das lymphoide Gewebe, schwarz-weiss das Gewebe der Nierenkanälchen.

Fig. 7—19. Nierenblastem und Leukozyten, gezeichnet mit Zeiss Öl-Imm. 2 mm, Kompens.-Oc. 8.

Fig. 7 Blastemzellen aus einem in Bildung begriffenen sekundären Nierenkanälchen, Fig. 13, 16 und 19 fertig ausgebildete Leukozyten der drei Haupttypen; die Anordnung und die Pfeile geben die Entwicklungsrichtung der Blastemzellen zu den drei Leukozyten-Typen über einige in der Mitte stehende Übergangsformen.

Textfiguren.

Fig. 12. Schnitt aus der Leber einer Wärmelarve mit ziemlich grossen Hinterbeinen von der gleichen Entwicklungshöhe wie beim Kältetier, dessen Leber der Querschnitt Fig. 13 zeigt. Beide Figuren sind gezeichnet bei Leitz Obj. 8, Oc. I. Es wurde das ganze Gesichtsfeld des Objektivs gezeichnet. Lebersubstanz grau, Blutgefässe weiss.

Lebenslauf.

Ich wurde am 14. April 1890 zu Ratibor in Schlesien als Sohn des Fabrikbesitzers Franz Doms und seiner Frau Marie, geb. Klapper, geboren. Ich bin preussischer Untertan und katholischer Konfession.

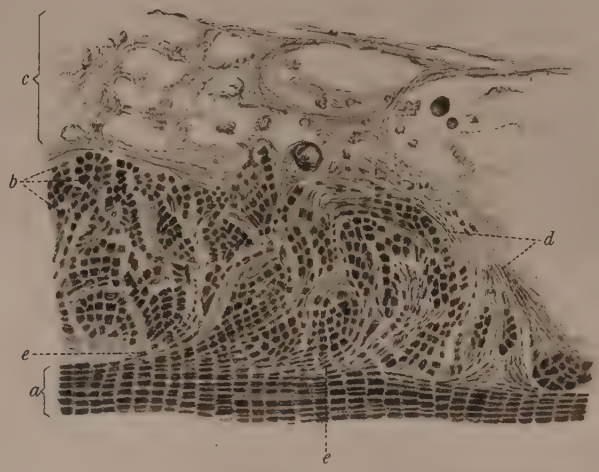
Den ersten Unterricht erhielt ich privatim im Elternhause. Zu Ostern 1899 kam ich auf das Kgl. Humanistische Gymnasium in Ratibor, das ich bis zu meiner Reifeprüfung Ostern 1908 besuchte.

Von Ostern 1908 bis Ostern 1909 betätigte ich mich kaufmännisch in der Firma meines Vaters.

Ostern 1909 begann ich meine naturwissenschaftlichen Studien an der Universität München, studierte dann von Oktober 1909 bis Oktober 1911 in Berlin und seitdem wieder in München.

München, den 30. Juni 1914.

Herbert Doms.



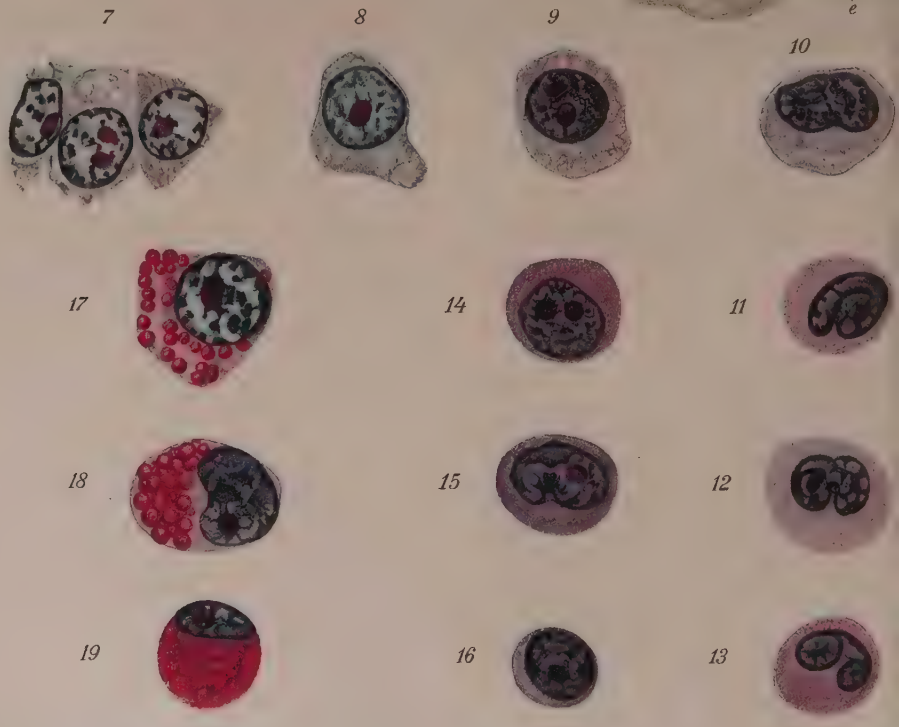


Fig. 1-3 u. 7-19 Ch. Schonberg del., Fig. 4-6 H. Doms del.

3

4

5

6

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.